Nouvelle description d'†*Halecopsis insignis* de l'Éocène marin de l'Europe et les relations de ce taxon avec les Gonorynchiformes (Teleostei, Ostariophysi)

par

Louis TAVERNE (1) & Mireille GAYET (2)

RÉSUMÉ. - L'ostéologie de †*Halecopsis insignis* de l'Éocène marin de l'Europe est brièvement revue. Elle permet de confirmer l'appartenance de ce poisson au sous-ordre des Gonorynchoidei et de proposer sa position phylogénétique entre la famille des †Apulichthyidae et les autres familles de ce sous-ordre.

ABSTRACT. - New description of †*Halecopsis insignis* from marine Eocene of Europe and relationships of this taxa with the Gonorynchiformes (Teleostei, Ostariophysi).

The osteology of †*Halecopsis insignis* from the marine Eocene of Europe is briefly revised. The frontals are elongated and narrow at the preorbital level. The skull is latero-parietal. The mesethmoid is small and longer than broad. The lateral ethmoids are reduced. The pleurosphenoids are small and there is no orbitosphenoid. The lower jaw is short and the quadrate and the ventral branch of the preopercle very long. There are only four infraorbitals, all possessing a well developed membranodermic component. The supratemporal is strongly reduced. The extrascapular sensory commissure is enclosed in the parietals and passes also in a thin groove on the supraoccipital. The osteological characters allow to confirm that *H. insignis* belongs to the suborder Gonorynchoidei and to propose that it is phylogenetically lying between the family †Apulichthyidae, where the lateral ethmoid remains large, and the other families of this suborder, in which the membranodermic component of the infraorbitals is already lost.

Key words. - Teleostei - Gonorynchiformes - †*Halecopsis insignis* - Eocene - Osteology - Relationships - Fossils.

†*Halecopsis insignis* (Delvaux & Ortlieb, 1888) est un téléostéen fossile de taille moyenne, connu dans l'Yprésien marin (Éocène) d'Angleterre (London Clay), de Belgique et du Nord de la France (Argile des Flandres) ainsi que d'Allemagne (Argile d'Hemmoor). Son ostéologie a été étudiée par Delvaux et Ortlieb (1888), Woodward (1901) et surtout par Casier (1946, 1966).

Il fut mentionné sous le nom d'†*Osmeroides insignis* par Delvaux (1887) mais sans description. C'était donc un *nomen nudum*. Un an plus tard, Delvaux et Ortlieb (1888) ont repris le même nom spécifique mais assorti, cette fois, d'une description détaillée et de deux planches illustrées. En 1901, Woodward, considéra que ce téléostéen fossile n'appartenait pas au genre †*Osmeroides* Agassiz, 1837, mais qu'il était identique à un poisson du London Clay que cet auteur avait appelé, en 1844, †*Halecopsis laevis*, sans toutefois le décrire ni le figurer. †*Halecopsis laevis* étant ainsi également un *nomen nudum*, Woodward (1901) le rebaptisa †*Halecopsis insignis*, nom sous lequel il est désormais connu, espèce-type et seule espèce rapportée au genre †*Halecopsis* Woodward, 1901.

La position familiale d'†*Halecopsis insignis* fut mouvante. Delvaux et Ortlieb (1888) le rangent dans les Elopidae, tandis que Woodward (1901) et Jordan (1910) l'incluent dans les Clupeidae. Ce second auteur pense même qu'†*Halecopsis* peut être synonyme du genre fossile sud-américain †*Dastilbe* qu'il vient de créer dans le même article et qui sera transféré plus tard dans les Chanidae. Casier (1946) rejette ces deux attributions familiales et crée pour †*Halecopsis insignis*, et pour †*Neohalecopsis striatus* (Weiler, 1920) de l'Oligocène marin d'Allemagne, la famille des †Halecopsidae qu'il rattache à une lignée d'isospondyles allant des Elopidae aux Albulidae et aux Gonorynchidae. À la suite de cet avis, Berg (1955) réunit †*Halecopsis*, les Elopidae et les Albulidae en une superfamille, les Halecopsida. Dans son travail plus récent, Casier (1966) remet en question cette manière de voir, tout en maintenant la famille des †Halecopsidae et en précisant qu'elle est probablement apparentée aux Gonorynchidae. En 1984, Patterson estime que la famille des †Halecopsidae est mal caractérisée et il rapporte les deux genres †*Halecopsis* et †*Neohalecopsis* à la famille des Chanidae.

Cependant, aucun des auteurs récents qui ont étudié la phylogénie des Gonorynchiformes (Gayet, 1986, 1993a, 1993b ; Poyato-Ariza, 1996a ; Grande, 1996 ; Taverne, 1997, 1998 ; Grande et Poyato-Ariza, 1999) n'a pris en compte

(1) Université libre de Bruxelles, Faculté des Sciences, Département de Biologie des organismes, Unité de Morphologie fonctionnelle (CP.160/11), Avenue F.D. Roosevelt 50, 1050 Bruxelles, BELGIQUE. [Louis.Taverne@iph.fgov.be]

(2) 18 rue Vauban, 69006 Lyon, FRANCE. [gayet.mireille@free.fr]

†*Halecopsis insignis*, même si cette espèce, de même que †*Neohalecopsis striatus*, est dans certains cas signalée. Exception faite de Poyato-Ariza (1996b) qui, traitant des relations phylogénétiques des Chanidae, signale simplement l'absence chez ces deux espèces de deux synapomorphies reliant les membres de cette famille (larges frontaux et expansion de l'opercule) ce qui les en exclut. L'auteur les rapproche de *Gonorynchus*. Le but du présent article est donc d'examiner les éventuels liens de parenté de ce poisson avec les Gonorynchiformes et, plus précisément, avec les Gonorynchoidei. Pour plus de détails anatomiques, le lecteur se rapportera aux études de Delvaux et Ortielb (1888) et de Casier (1946, 1966).

†*HALECOPSIS INSIGNIS* (DELVAUX & ORTLIEB, 1888)

†*Halecopsis laevis* L. Agassiz, 1844, p. 139 (*nomen nudum*)

†*Osmeroides insignis* E. Delvaux, 1887, p. 74 ; t. 3, fig. 2-7, 10, 11 (*nomen nudum*)

†*Osmeroides insignis* E. Delvaux & J. Ortlieb, 1888, p. 60, pl. 1, 2

†*Halecopsis insignis* (Delvaux & Ortlieb, 1901): A.S. Woodward, p. 134

Systématique

Super-ordre des Ostariophysi *sensu* Rosen and Greenwood, 1970

Série des Anatophysi Rosen and Greenwood, 1970

Ordre des Gonorynchiformes *sensu* Rosen and Greenwood, 1970

Sous-ordre des Gonorynchoidei *sensu* Regan, 1909

†*Halecopsis* Woodward, 1901

Matériel examiné

Syntypes. - Trois exemplaires, Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, n° P.143-145 (Inventaire général n° 6852)

Autre matériel. - Voir Casier (1946: 115) et (1966: 135).

Localité et horizon

Yprésien marin (Éocène) d'Angleterre (London Clay, Kent, Essex), de Belgique (Hainaut, Flandre orientale), du Nord de la France (Argile des Flandres) et d'Allemagne (Argile d'Hemmoor, Basse Saxe)

Description

†*Halecopsis insignis* est un poisson de taille moyenne, au corps allongé et subcylindrique, à la tête étirée et longue d'environ 5 à 6 cm, ce qui laisse supposer une longueur standard (ou totale) de 30 cm.

Le toit crânien est assez plat. Vers l'avant (Fig. 1), il se termine par un petit mésethmoïde plus long que large et orné d'une paire de très courts processus latéraux. Les ethmoïdes latéraux sont très réduits et ne touchent pas le mésethmoïde. Les frontaux sont allongés et forment l'essentiel de la voûte crânienne. Ils sont étroits dans la région préorbitaire mais s'élargissent dans les régions orbitaire et postorbitaire. À l'arrière du toit crânien, il y a une petite fontanelle entre les frontaux et le supraoccipital, lequel est assez grand, vaguement triangulaire et porte une forte crête médiane. Les pariétaux sont de taille modérée et le crâne est latéro-pariétal. Les sphénotiques portent un long processus postorbitaire pointu et orienté verticalement. Les pleurosphénoïdes sont petits et articulés avec les sphénotiques. Les ptérotiques sont grands et terminés vers l'arrière par une forte pointe. La surface du ptérotique est en grande partie creusée par une *dilatator fossa* vaste mais peu profonde et qui se prolonge sur le sphé-

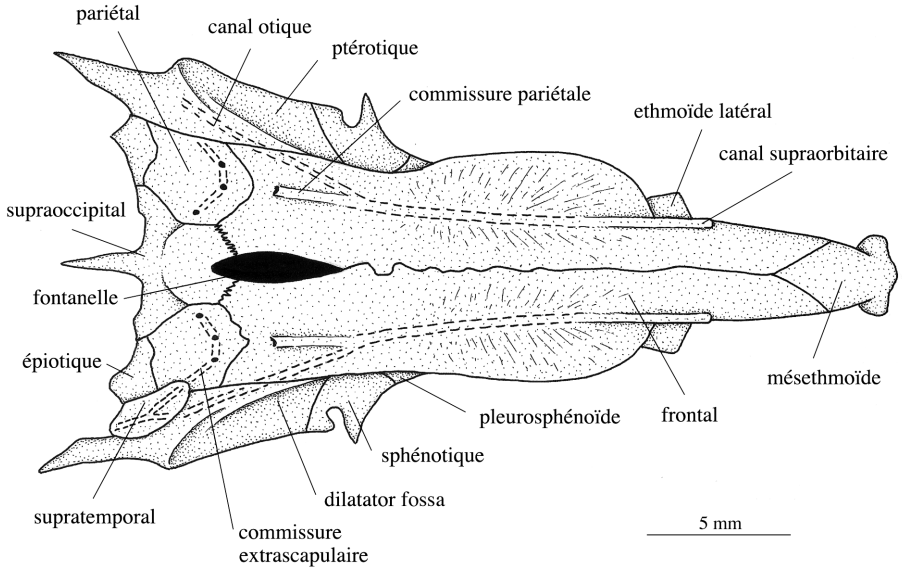

Figure 1. - †*Halecopsis insignis* (Delvaux & Ortlieb, 1888). Le neurocrâne en vue dorsale (modifié d'après Casier, 1966 : fig. 17A). *[Neurocranium in dorsal view (modified from Casier, 1966: fig. 17A)].*

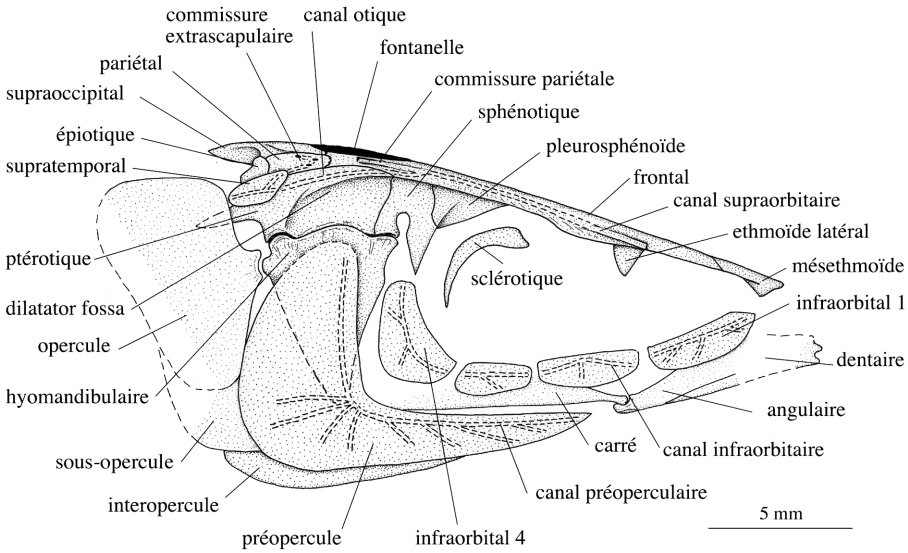

Figure 2. - †*Halecopsis insignis* (Delvaux & Ortlieb, 1888). Le crâne en vue latérale droite (modifié d'après Casier, 1946 : fig. 15C, 1966: figs. 17B, 18; la plaque sclérotique est ajoutée d'après Casier, 1966, pl. 15, fig. 4). *[Skull in right lateral view (modified from Casier, 1946: fig. 15C, 1966: figs. 17B, 18; the sclerotic plate is added from Casier, 1966: pl. 15, fig. 4)].*

notique. Il n'y a ni fenêtre temporale ni *recessus lateralis*. La fosse posttemporale n'est pas visible et devait donc s'ouvrir sur la face postérieure du neurocrâne.

Le canal sensoriel supraorbitaire s'observe sur le frontal au niveau de l'ethmoïde latéral où il forme une protubérance tubulaire terminée par un petit orifice. Une autre protubérance tubulaire terminée également par un petit orifice s'observe à l'arrière du frontal, près de la limite avec le pariétal. Il s'agit probablement de la commissure sensorielle pariétale. Le reste du trajet du canal supraorbitaire n'est pas connu mais on peut supposer qu'il passait du frontal dans le ptérotique, au-dessus de la *dilatator fossa*, pour se poursuivre par le canal otique (= postorbitaire) et aboutir au canal de la ligne latérale porté par un petit supratemporal surplombant l'arrière du ptérotique. Ce supratemporal porte également la base de la commissure sensorielle extrascapulaire. La partie moyenne de cette commissure est incluse dans le pariétal, et trois pores, qui s'ouvrent à la surface de cet os, permettent d'en suivre le trajet. Le pore le plus interne est situé à la limite du pariétal et du supraoccipital. À ce niveau, on observe sur le supraoccipital une fine dépression que devait suivre la partie la plus médiane, non incluse dans l'os, de la commissure extrascapulaire.

La mâchoire supérieure n'est pas conservée. La mâchoire inférieure est courte (Fig. 2). Son bord symphysaire est élevé. Son articulation avec le très long carré est située en avant de l'aplomb de l'orbite, au niveau de l'ethmoïde latéral. Aucune trace de dents n'est visible.

Il y a quatre os infraorbitaires bien développés et garnis chacun d'un composant membranodermique important. Le quatrième infraorbitaire, plus développé, remonte jusqu'au niveau du sphénotique. Le dermosphénotique et les éventuels antorbitaire et supraorbitaire ne sont pas connus. Le canal sensoriel infraorbitaire et ses ramifications sont bien visibles. On observe des plaques osseuses sclérotiques.

Le préopercule possède une branche dorsale haute et très large et une branche ventrale très longue mais plus étroite. Ces deux branches sont disposées en angle droit. Le canal sensoriel préoperculaire porte plusieurs ramifications secondaires au niveau de la branche ventrale de l'os. La présence d'un suprapréopercule n'est pas reconnue mais la région supérieure du préopercule est abîmée chez tous les exemplaires. L'interopercule est long. Les préopercules et interopercules gauches et droits se rejoignent à la face ventrale du crâne, ne laissant que peu de place aux rares rayons branchiostèges, rareté qui correspond à un caractère anatomique et non au résultat d'une cause taphonomique. L'opercule est grand, plus large dorsalement que ventralement, et sa fosse articulaire pour l'hyomandibulaire forme une saillie à mi-hauteur de son bord antérieur. Le sous-opercule est court et haut.

L'hyomandibulaire est triangulaire avec une tête articulaire extrêmement large et une branche ventrale allant en s'amincissant. Le processus operculaire est réduit à un simple bouton osseux.

Le cleithrum est un os épais et ornementé qui rejoint son homologue sur la ligne médio-ventrale. Il n'y a pas de postcleithrum. Les longues nageoires pectorales comptent près d'une trentaine de rayons et peuvent se replier le long des

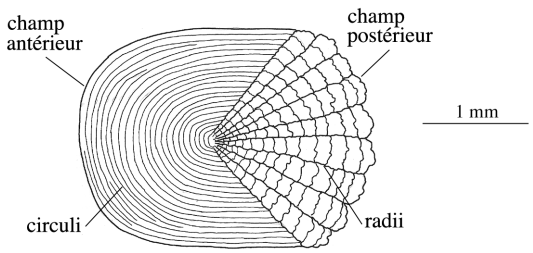

Figure 3. - †*Halecopsis insignis* (Delvaux & Ortlieb, 1888). Représentation schématique d'une écaille (modifiée d'après Delvaux et Ortlieb, 1888: pl. 2, fig. 8a). *[Schematic view of a scale (modified from Delvaux and Ortlieb, 1888: pl. 2, fig. 8a)].*

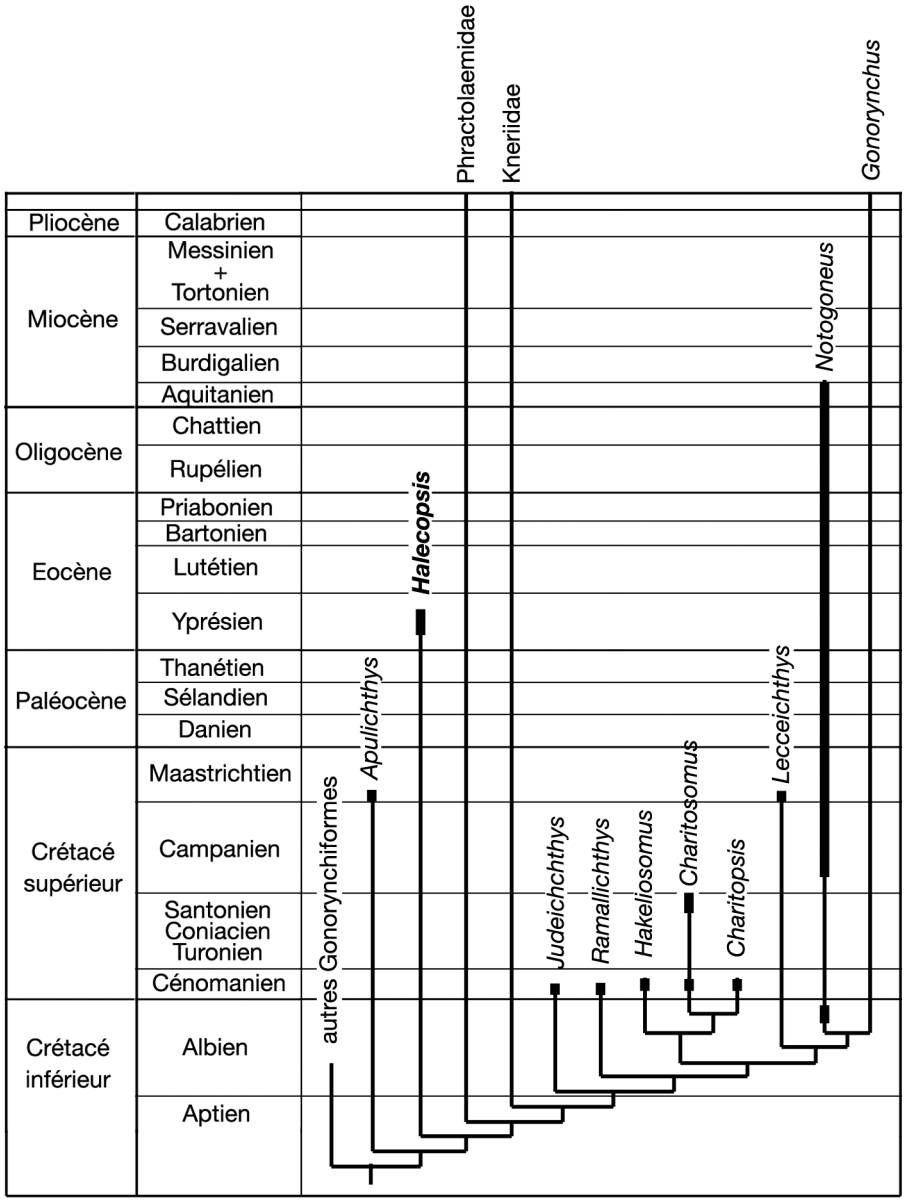

Figure 4. - Position phylogénétique d'†*Halecopsis insignis* (Delvaux & Ortlieb, 1888) au sein des Gonorynchoidei d'après Gayet (1993b) et Taverne (1998). *[Phylogenetical relationships of* †Halecopsis insignis *(Delvaux & Ortlieb, 1888) inside Gonorynchoidei according to Gayet (1993b) and Taverne (1998)].*

flancs dans un renfoncement ménagé par le revêtement écailleux.

La nageoire dorsale est située vers le milieu du dos et les petites nageoires pelviennes lui sont opposées ou de peu antérieures. La nageoire anale est courte.

Les écailles sont grandes et, pour la plupart, ovales (Fig. 3). Les champs antérieur et latéraux sont ornés de fins *circuli* à disposition concentrique. Le champ postérieur est traversé par quelques *radii* très marqués qui partent du centre, divergent en éventail et aboutissent au bord postérieur, lequel est fortement festonné. Ces *radii* sont parsemés de granulations (Casier, 1946 : pl. 5, fig. i).

Position systématique de Neohalecopsis

†*Neohalecopsis striatus*, qui demeure très mal connue, diffère d'†*Halecopsis insignis* par une tête courte et haute, un corps assez court, la forme des os de la série operculaire, un petit carré et par des écailles dont les *circuli* du champ antérieur sont à disposition radiaire et non pas concentrique (Weiler, 1928: pl. 4, fig. 3, 5 ; pl. 6, fig. 2). On ne voit dès lors aucune raison d'associer en une même famille deux téléostéens aussi différents. En revanche, les proportions de †*N. striatus* et ses très courtes mâchoires évoquent beaucoup les Chanidae, famille à laquelle il pourrait appartenir.

DISCUSSION

Il est clair, au vu de ce que l'on sait aujourd'hui de l'ostéologie des Elopidae et des Albulidae (voir Forey, 1973 et Taverne, 1974 parmi d'autres) qu'†*Halecopsis* ne peut appartenir à aucune de ces deux familles. L'absence de fenêtre temporale et de *recessus lateralis*, ainsi que la morphologie des écailles empêchent également de le rapporter aux Clupeidae (Grande, 1985).

En revanche, malgré les nombreuses lacunes qui subsistent dans la connaissance du squelette d'†*Halecopsis insignis*, plusieurs caractères militent pour un rapprochement avec les Gonorynchiformes :

(1) le mésethmoïde est petit et garni d'une paire de très courts processus latéraux ;

(2) les pariétaux, de taille modérée, déterminent un crâne latéro-pariétal ;

(3) la mandibule est courte, avec un bord symphysaire élevé et une articulation au carré située en avant de l'aplomb de l'orbite ;

(4) le carré est très allongé ;

(5) quatre os infraorbitaires seulement sont présents ;

(6) le préopercule montre une large branche dorsale et une très longue branche ventrale ;

(7) l'interopercule est très allongé ;

(8) les rayons branchiostèges sont peu nombreux ;

(9) la commissure extrascapulaire débute sur le petit supratemporal, se poursuit dans le pariétal puis dans une légère dépression à la surface du supraoccipital ;

(10) la tête de l'hyomandibulaire est très large ;

(11) il n'y a pas de postcleithrum ;

(12) la morphologie des écailles est proche de celle de plusieurs membres de l'ordre ;

Certains de ces traits ne se rencontrent pas exclusivement chez les Gonorynchiformes mais leur combinaison est néanmoins révélatrice. D'autres caractères indiquent un rapport plus particulier avec les Gonorynchoidei :

(13) la tête est allongée ;

(14) le petit mésethmoïde est plus long que large ;

(15) le frontal est très long et sa partie antérieure est rétrécie ;

(16) les ethmoïdes latéraux sont réduits et séparés du mésethmoïde ;

(17) les pleurosphénoïdes sont petits.

Au sein des Gonorynchoidei (Fig. 4), le caractère (16) situe †*Halecopsis insignis* en position apomorphe par rapport à †*Apulichthys gayeti* Taverne, 1997, du Crétacé terminal d'Italie, qui conserve encore un ethmoïde latéral très développé (Taverne, 1997 : fig. 4). En revanche, sa bouche terminale et ses infraorbitaires postérieurs qui gardent un composant membranodermique important font du téléostéen yprésien le taxon-frère plésiomorphe des autres gonorynchoïdes, y compris les Gonorynchidae, lesquels ont une bouche subinfère, ou franchement infère, et dont les infraorbitaires postérieurs sont réduits à l'état de tubes neurodermiques. Seuls les Phractolaemidae font exception puisque leur premier infraorbitaire est tubulaire tandis que leurs autres infraorbitaires demeurent très vastes (Thys van den Audenaerde, 1961 : fig. 12).

L'ostéologie crânienne d'†*Halecopsis insignis* permet donc d'établir que ce poisson est un gonorynchoïde primitif, ce que plusieurs auteurs avaient déjà soupçonné (Casier, 1966; Poyato-Ariza, 1996b) mais sans avancer d'élément probant.

RÉFÉRENCES

AGASSIZ L., 1844. - Recherches sur les Poissons fossiles. Tome 5. XII + 160 p. Neuchâtel: Imprimerie Petitpierre.

BERG L.S., 1955. - Classification of fishes, both recent and fossil. 2nd edit. *Trud. Zool. Inst. Akad. Nauk. SSSR*, 20: 1-286 [en russe].

CASIER E., 1946. - La faune ichthyologique de l'Yprésien de la Belgique. *Mém. Mus. R. Hist. Nat. Belg.*, 104: 1-267.

CASIER E., 1966. - Faune ichthyologique du London Clay. XIV + 403 p. London: Trust. British Museum (Natural History).

DELVAUX E., 1887. - Documents stratigraphiques et paléontologiques pour l'étude monographique de l'étage yprésien. *Ann. Soc. Géol. Belg.*, 14(1886): 57-72.

DELVAUX E. & J. ORTLIEB, 1888. - Les poissons fossiles de l'argile yprésienne de Belgique. Description paléontologique accompagnée de documents stratigraphiques pour servir à l'étude monographique de cet étage. *Ann. Soc. Géol. Nord*, 15(1887): 50-66.

FOREY P.L., 1973. - A revision of the elopiform fishes, fossil and recent. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Geol.*, suppl. 10: 1-222.

GAYET M., 1986. - *Ramallichthys* Gayet du Cénomanien inférieur marin de Ramallah (Judée), une introduction aux relations phylogénétiques des Ostariophysi. *Mém. Mus. Natl. Hist. Nat.*, nouv. sér., sér. C, Sci. Terre, 51: 1-81.

GAYET M., 1993a. - Gonorhynchoidei du Crétacé supérieur marin du Liban et relations phylogénétiques des Charitosomidae nov. fam. *Doc. Lab. Géol. Lyon*, 126: 1-115.

GAYET M., 1993b. - Relations phylogénétiques des Gonorhynchiformes (Ostariophysi). *Belg. J. Zool.*, 123(2): 165-192.

GRANDE L., 1985. - Recent and fossil clupeomorph fishes with materials for revision of the subgroups of clupeoids. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 181: 231-372.

GRANDE T., 1996. - The interrelationships of fossil and recent gonorynchid fishes with comments on two Cretaceous taxa from Israel. *In*: Mesozoic Fishes - Systematics and Paleoecology (Arratia G. & G. Viohl eds), pp. 299-318. München: Verlag Dr. F. Pfeil.

GRANDE T. & F.J. POYATO-ARIZA, 1999. - Phylogenetic relationships of fossil and recent Gonorynchiform fishes (Teleostei: Ostariophysi). *Zool. J. Linn. Soc.*, 125: 197-238.

JORDAN D.S., 1910. - Description of a collection of fossil fishes from the bituminous shales at Riacho Doce, State of Alagõas, Brazil. *Ann. Carn. Mus.*, 7: 23-34.

PATTERSON C., 1984. - Family Chanidae and other Teleostean fishes as living fossils. *In*: Living Fossils (Eldredge N. & S.M. Stanley, eds), pp. 132-139. New York: Springer-Verlag.

POYATO-ARIZA F.J., 1996a. - The phylogenetic relationships of *Rubiesichthys gregalis* and *Gordichthys conquensis* (Ostariophysi, Chanidae), from the Early Cretaceous of Spain. *In*: Mesozoic Fishes - Systematics and Paleoecology (Arratia G. & G. Viohl eds), pp. 329-348. München: Verlag Dr. F. Pfeil.

POYATO-ARIZA F.J., 1996b. - A revision of the ostariophysan fish family Chanidae, with special reference to the Mesozoic formes. *PalaeoIchthyologica*, 6: 5-52.

TAVERNE L., 1974. - L'ostéologie d'*Elops* Linné C., 1766 (Pisces Elopiformes) et son intérêt phylogénétique. *Acad. R. Belg., Mém. Cl. Sci.*, 2e sér., 49 (2): 1-96.

TAVERNE L., 1997. - Les poissons crétacés de Nardo. 4°. *Apulichthys gayeti* gen. nov., sp. nov. (Teleostei, Ostariophysi, Gonorhynchiformes). *Boll. Mus. Civ. St. Nat. Verona*, 21: 401-436.

TAVERNE L., 1998. - Les poissons crétacés de Nardo. 7°. *Lecceichthys wautyi* gen. nov., sp. nov. (Teleostei, Ostariophysi, Gonorhynchiformes) et considérations sur la phylogénie des Gonorhynchidae. *Boll. Mus. Civ. St. Nat. Verona*, 22: 291-316.

THYS VAN DEN AUDENAERDE D.F.E., 1961. - L'anatomie de *Phractolaemus ansorgei* Blgr. et la position systématique des Phractolaemidae. *Ann. Mus. R. Afr. Centr.*, sér. in-8°, Sci. Zool., 103: 99-167.

WEILER W., 1928. - Beitrage zur Kenntnis der tertiären Fische des Mainzer Beckens II. 3. Teil. Die Fische des Septarientones. *Abh. Hessisch. Geol. Landesanst. Darmstadt*, 8(3): 1-63.

WOODWARD A.S., 1901. - Catalogue of the fossil Fishes in the British Museum (Natural History). XVII + 636 p. London: Trust. British Museum (Natural History).

Reçu le 26 mai 2005.
Accepté pour publication le 11 septembre 2005.